

A talajenzimek szerepe a talaj anyagforgalmában

A talaj katalitikus sajátágáról már 1844-ben megemlékezett LIEBIG a „Kémiai levelek”-ben. KÖNIG és munkatársai [41] megállapították, hogy a talajok képesek a H_2O_2 -t bontani O_2 -felszabadulás közben. KAPPEN [34] arra a következtetésre jutott, hogy a H_2O_2 -bontást katalizáló hatás jelentős mértékben függ a talaj szerves és ásványi összetevőitől, míg a talaj-mikroorganizmusok és ezek enzimei ebben nem játszanak lényeges szerepet.

Extracelluláris enzimek (peroxidáz) talajbeli előfordulásáról elsőnek WOODS [87] számolt be. Az ezt követő fél évszázadban csak elszórtan jelentek meg közlemények a talajok enzimaktivitásáról. A talajenzimológia az 1950-es években indult ugrásszerű fejlődésnek, a kutatók egyre többféle aktivitást mutattak ki, és egyre tökéletesebb vizsgálati módszereket dolgoztak ki. A kezdeti nagy remények azonban nem valósultak meg: nem sikerült egyértelmű, szoros összefüggéseket találni az egyes enzimaktivitások mértéke és a talajtulajdonságok más mutatói, valamint a talaj biológiai aktivitásának jellemzői (bakteriális biotassza, csíraszám, CO_2 -termelés, O_2 -elnyelés stb.) között [71].

Ma már egyre nyilvánvalóbb, hogy a talajenzimológia önmagában nem adhat felvilágosítást a talaj biológiai aktivitásáról és termékenységről, más közelítésmódokkal együttesen alkalmazva azonban hozzájárulhat a talaj anyagforgalmának mind jobb megismeréséhez. Az e tárgyban megjelenő, egymásnak sokszor ellentmondó publikációk növekvő száma, s a közelmúlt kutatásainak néhány valóban jelentős megállapítása alapján talán nem érdektelen a talajenzimológia eddig elért eredményeinek áttekintése.

A talaj enzimeinek eredete és lokalizációja

A talajban előforduló enzimek — az azokat szintetizáló szervezetek szerint — mikrobiális, növényi és állati (mikro- és mezofauna) eredetűek lehetnek. A felsorolás sorrendje egyben az egyes csoportok mennyiségi viszonyait is tükrözi. Növényi eredetű enzimek jelenlétét a talajban többen kimutatták [20, 40, 44]; ugyanezen vizsgálatok valószínűsítik a foszfátázaktivitás huzamosabb fennmaradását a talajban bomló növényi szövetekben. Állati eredetű enzimek talajbeli előfordulását viszonylag kevesen vizsgálták. KISS [36] kimutatta, hogy a gilisztaürülék jelentősen nagyobb szacharázaktivitással rendelkezik, mint a környező feltalaj. Más eredmények is egyértelműen utalnak a férgek talajenzim-aktivitást befolyásoló szerepére [64], bár további vizsgálatok szükségesek annak eldöntésére, hogy ez mennyiben tulajdonítható a társult mikrobáknak, valamint egyéb folyamatoknak, és mennyiben valóban maguknak az állatoknak.

SATCHELL és MARTIN [67, 68] igen érdekes vizsgálatot folytattak négy gilisztafajjal. Eredményeik egyértelműen bizonyítják, hogy ezen férgek, ürülékük útján, növelik az általuk benépesített talaj lúgos foszfátázaktivitását, valamint — a mikrobák szaporodásának serkentésén keresztül — a mikrobiális savas foszfátázaktivitást is. Ez a megnövekedett enzimaktivitás a szervetlen foszfátok mennyiségének növekedését, és ezáltal a növények jobb P-ellátottságát eredményezi a talaj szerves P-vegyületeinek mineralizációja révén.

Mindazonáltal az enzimaktivitások túlnyomó része a talajban mikrobiális eredetű.

BURNS [11] a talaj enzimeit — lokalizációjukat tekintve — 10 csoportba sorolja:

1. Szaporodásban levő, főleg Gram-pozitív mikrobák, növényi és állati sejtek valódi intracelluláris enzimeit; egy részük megtartja aktivitását a külvilágba jutás után is (lásd 7.).
2. Osztódó Gram-negatív baktériumok periplazmatikus terének enzimeit (pl. alkalikus foszfatáz, penicillináz).
3. Az élő sejt külső felszínéhez kötött enzimek, a környezet felé szabad aktív helyekkel (pl. sok bakteriális poliszacharidáz). A mikroorganizmusok és a növényi gyökerek nyálkaanyagaiban található enzimek tartoznak ide.
4. Valódi extracelluláris enzimek, általában kis molekulatömeggel. Gram-pozitív baktériumok, gombák, növényi gyökerek normális sejtnövekedése és -osztódása során jutnak a talajoldatba. Ezen enzimek főbb funkciói: nagy molekulatömegű, oldhatatlan szubsztrátok hidrolízise, exogén mérgek lebontása, tápanyag-szolubilizáció, kórokozónál: a gazda szöveteinek feloldása stb.
5. Nem szaporodó, de élő sejtekben (gombaspórák, protozoon ciszták, baktériumok endospórái, növényi magvak) jelenlevő enzimek.
6. Elpusztult sejtekben levő, és sejtmaradványokhoz kapcsolt enzimek. Az élettelen szerves anyag folyamatosan képződik a talajban, és az elpusztult szövetek lassan épülnek le; az enzimaktivitás jelentős szintjét képviseli ez a csoport.
7. Még élő vagy már lizált sejtek intracelluláris enzimeit, melyek rövid ideig megtartják aktivitásukat a talaj vizes fázisában (pl. ureáz, β -glükózidáz).
8. Időlegesen — oldható vagy oldhatatlan — enzim-szubsztrát komplexben asszociált enzimek.
9. Agyagásványok felszínéhez adszorbeálódott vagy a rétegrácsos szilikátok rétegei között levő enzimek. Aktivitásukat többé-kevésbé megőrizhetik, vagy el is veszíthetik.
10. Adszorpcióval vagy más mechanizmussal a humuszképződés során humuszkolloidokhoz kapcsolódott enzimek, amelyek a talajoldatban levő enzimekhez képest hosszú élettartamúak.

Az utóbbi két csoport enzimeit sokáig fennmaradhatnak a talajban, iszapban, valamint tenger- és édesvizekben szuszpendálva. BURNS [11] rámutat, hogy az aktivitások megoszlása változik az idővel, és függ attól is, milyen enzimekről van szó. A különböző csoportok tulajdonképpen egy enzim létének különböző szakaszait képviselhetik. Általában az 5—10. csoportokat nevezik együttesen „akkumulálódott”, a 9—10. csoportokat „immobilizált”, a 4—10. csoportokat pedig „abiotikus” enzimeknek.

A talajenzimek immobilizációjának igen nagy jelentősége van az abiotikus enzimek által katalizált folyamatokban. Az enzimek kapcsolódását agyagásványokhoz és szerves kolloidokhoz több szerző igazolta [2, 12, 13, 46, 47, 56, 72]. Az immobilizáció mechanizmusa többféle lehet.

HAMZEHI és PFLUG [29] poliszacharid-bontó enzimek és agyagásványok kölcsönhatásának tanulmányozása során megállapította, hogy a kapcsolódás VAN DER WAALS erők útján, esetleg ionkicserélődés révén megy végbe.

A humuszanyagokhoz való kötődés Maignan [48] szerint főképp egy micelláris hálóból való beépüléssel, kisebb részben pedig adszorpcióval, illetve kovalens kötéssel történik. A talajenzim-aktivitás akkumulálódása szempontjából döntő fontosságú, hogy az immobilizáció során az enzimek különböző mértékben megőrizhetik aktivitásukat, s az így megőrzött aktivitás jóval hosszabb élettartamú lehet, mint a talajoldatokban levő szabad enzimeké. Igen sok tényező befolyásolja természetesen a stabilitást (pH, hőmérséklet, az enzimmolekula és az immobilizáció mechanizmusának sajátosságai) [23].

Számos vizsgálat egyértelműen igazolta az immobilizált enzimek stabilitásnövekedését [13, 51, 54]. Az általában egybehangzó eredményeket BURNS [10] a következő modellben foglalta össze: Sok talajenzim képes a talaj organo-minerális komplexeihez kötődni. Az enzimek egyaránt előfordulhatnak az agyagásvány rétegei között és annak felületén, illetve a szerves kolloid belsejében és a kolloid film felszínéhez kapcsolódva. Az enzimek szabad állapotban rövidebb élettartamúak, mint immobilizálva. A stabilitásnövekedés annak köszönhető, hogy az organo-minerális komplexek

védelmet nyújtanak a környezet károsító hatásaival (pl. proteolitikus aktivitás) szemben, a denaturációs hatásokra érzékeny helyek leárnékolásával. A stabilizációban szerepet játszhatnak poliszacharidok és aromás polimerek egyaránt [50, 52].

A talajok akkumulált enzimaktivitásának megmaradásáról újabban GALSZTJAN [28] közölt meglepő eredményeket. Vizsgálatai szerint 25 évig laboratóriumi körülmények között, légszáraz állapotban tárolt talajok aktivitáscsökkenése a friss talajéhoz képest a különböző enzimekre nézve csak 49—84%-os volt; csernozjom esetében például a szacharázaktivitás csak 25 év elteltével csökkent 40%-ára.

Az extracelluláris, immobilizált talajenzimek egyik lehetséges ökológiai szerepére mutatott rá BURNS [11] hipotézisében. Abból indul ki, hogy az extracelluláris enzimekre utalt mikroorganizmusok igen nehéz körülmények között tevékenykednek a talajban (enzimek szubsztrátjainak és termékeinek tér- és időbeli egyenetlen eloszlása, tápanyagszegény környezet, a katalízis optimális feltételeinek hiánya stb.). A szerző szerint három alapvető stratégia lehetséges a talajlakó mikrobák számára:

1. Extracelluláris funkciójú enzimek sejthez kötése — feltételezi az aktív mozgás képességét és a kemotaxist.
2. Állandó, alacsony szintű enzimtermelés — feltételezi a megbízható, viszonylag állandó tápanyagellátást: pl. a rizoszféra-mikroorganizmusok.
3. Az extracelluláris enzimszintézist egy „jelzőmolekula” indukálja (szubsztrát-indukció), mely lehet:
 - a) az 1. és 2. típusú enzimek terméke;
 - b) abiotikus katalízis terméke;
 - c) a populáció egy részének lizálása útján kiszabaduló enzimek terméke, és végül
 - d) tartósan immobilizált humusz-enzim komplex termeli az indukáló jelzőmolekulát.

Az indukció utóbbi formájában tehát nélkülözhetetlen a szerves koloidokhoz kötött enzimek működése, hisz a tevékenységük során termelt molekulák „tájékoztatják” a mikroorganizmusokat a környezetükben levő tápanyagokról, lebontandó mérgekről stb.

A talajok enzimaktivitásának meghatározása

A talajenzimológiai kutatások egyik legfontosabb kérdése módszertani jellegű, s a következőképpen összegezhető: a különböző módon mért aktivitásértékek mennyiben tükrözik az illető talaj, illetve vizsgált frakcióinak valóságos enzimaktivitását, és mennyiben tulajdoníthatók ténylegesen a kérdéses enzim működésének?

A vizsgálatok legnagyobb része nem a kivont és azonosított enzimek tanulmányozásán alapszik; az egyes enzimekre és működésükre az alkalmazott szubsztrát koncentrációjának csökkenéséből, illetve a termék koncentrációjának növekedéséből következtetnek [79, 80]. A talaj enzimeit csaknem mindig izodinámiasak, különféle szervezetektől származnak, sőt, különböző enzimek is katalizálhatják ugyanazt a reakciót. A maltáz pl. bizonyos körülmények között a szacharózt kétszer olyan gyorsan bontja, mint a maltózt [3]. Az egyes enzimek vizsgálata során vagy úgynevezett teljes, szinkron aktivitást mérünk (az illető reakciót katalizáló összes enzim működésének eredményét, tekintet nélkül eredetük és lokalizációjuk különböző voltára), vagy, többkevesebb sikerrel, csak az akkumulált aktivitást. Az akkumulált enzimek KISS és munkatársai [39] definíciója szerint azok, melyek „jelen vannak és aktívak a talajban, amelyben nincs mikrobiális szaporodás”. A mikroorganizmusok szaporodásával kapcsolatos enzimaktivitás kiiktatására alkalmazott módszernek kettős követelménynek kell eleget tennie: úgy szüntesse meg a bakteriális növekedést, illetve enzimszintézist, hogy a lehető legkevésbé befolyásolja az akkumulált enzimek aktivitását [71]. A fenti feltételeknek igen jól megfelel a széles körben használt toluol, mely az alkalmazott koncentrációkban túlnyomórészt csak bakteriosztatikus hatású. KISS és BOARU [37], valamint KISS és munkatársai [38] szacharázra vonatkozó eredményei szerint a toluol gyakorlatilag megakadályozza a mikrobiális szaporodást, az enzimszintézist, az enzim szubsztrátjának és

termékének asszimilációját, miközben a litikus hatás alig, vagy egyáltalán nem növeli az akkumulálódott enzimaktivitást. Más szerzők [16, 59] toluollal kezelt talajban mikrobiális szaporodást mutattak ki. A toluol igen sok vizsgált enzim esetében csökkenti az aktivitást [63].

Sterilizáló, illetve bakteriosztatikus ágensként gyakran alkalmaznak nagyenergiájú ionizáló sugárzást és antibiotikumot is [71, 85]. Az ionizáló (elektron-, röntgen-, γ -) sugárzásokkal szemben az egyes enzimek érzékenysége különböző [55], sőt, az előbbieket képesek megváltoztatni a talaj fizikai és kémiai tulajdonságait is [53].

A vizsgálati eljárás egyéb körülményei is hatnak az enzimaktivitásra. Általában elmondható, hogy a friss talaj szárítása csökkenti az aktivitást. A tárolás az idővel és a tárolási hőmérséklet növekedésével csökkenti az enzimaktivitást, a csökkenés mértéke a száraz állapotban tárolt talajoknál nagyobb, mint a nedvesen tárolt talajok esetében [63]. Jelentősen befolyásolhatja az aktivitást a pH, az alkalmazott pufferoldat, a szubsztrátkoncentráció, az inkubációs idő stb. A pH és a hőmérséklet hatásainak tanulmányozása sok esetben lehetővé teszi a talajenzimek megkülönböztetését eredetük — a szintetizáló szervezetek — szerint [82]. Az aktivitás a szárítás módjától is függ. SPEIR és ROSS [76] kimutatta, hogy az acetonos szárítás lényegesen nagyobb aktivitáscsökkenést eredményez, mint a légszárítás. Természetesen a hatás különböző az egyes enzimek esetében; sőt, az ureáznál mindkét szárítási mód növelte az aktivitást a nedves talajhoz képest.

A talajok biokémiai dinamikájának jobb megismerése szempontjából igen értékesek azok a vizsgálatok, melyek célja az egyes enzimaktivitások talajbeli lokalizációjának tisztázása. BURNS már idézett munkájában [11] utalt arra, hogy a tíz enzimescsoport között — legalábbis részleges — megkülönböztetések tehetők: az inhibitorok (toluol, ionizáló sugárzás, antibiotikumok) korlátozzák vagy megszüntetik az 1–4. csoportok enzimaktivitását, az 5–6. csoportokét azonban nem, ha a szubsztrát kis molekulatömegű, s passzív diffundálhat membránokon keresztül.

Az enzimaktivitások lokalizálásának egy másik lehetősége a talaj különböző frakcióinak vizsgálata, ami egyben információt nyújthat az immobilizált enzimek kapcsolódási mechanizmusáról is. BATISTIC és munkatársai [4] ilyen irányú kutatásokat folytattak három hidrolázra vonatkozólag. Gél- és ioncserélő kromatográfia, valamint más eljárások kombinálásával számos, enzimaktivitással rendelkező frakciót nyertek. Ezek vizsgálata alapján úgy találták, hogy a kivont enzimek részben, mint szénhidrát–enzim komplexek, részben, mint humusz—szénhidrát–enzim komplexek vannak jelen a talajban.

Az extrakció és a tisztítás természetesen befolyást gyakorol a vizsgált enzim sajátosságaira. Valóban „tisztá” enzimpreparátum nyerése immobilizált enzim esetén — a kötés (kovalens vagy ionos) erős volta miatt, melynek megszüntetése jórészt irreverzibilisen denaturálja az enzimeket — nem kivitelezhető. ROBERGE [63] továbbá SCSEBAKOVA [70] számos, különböző enzimspecifitású protein talajokból való extrakciójáról számolnak be. Az enzimek extrakciója, a különböző fizikai, kémiai és biológiai sajátosságú frakciók nyerése, enzimaktivitásainak vizsgálata sokat ígérő területe a talajenzimológiának.

Nagy a jelentősége az immobilizált enzimek tulajdonságait kutató modellkísérleteknek, mind az immobilizáció mechanizmusának, mind a különböző tényezők hatásának megismerése szempontjából. HAMZEHI és PFLUG [29], PFLUG [61], valamint MAIGNAN [48,49] értékes felvilágosításokat nyújtottak az enzimek humuszanyagokkal és agyaggal alkotott komplexeiről, a kötés típusáról és magának az immobilizációnak, valamint más körülményeknek a komplex enzimaktivitását befolyásoló hatásairól is.

A környezeti tényezők, valamint a talaj abiotikus és biotikus sajátosságainak kapcsolata a talaj enzimaktivitásával

A talaj enzimaktivitását befolyásoló környezeti tényezők közül tekintsük át először a talajtípusnak, az időjárásnak, valamint a talajt borító növényzetnek a szerepét. Több szerző szerint az enzimaktivitások alkalmasak a különböző talajtípusok jellemzésére. GALSZTJAN [27] úgy véli, hogy a szacharázaktivitás a különböző talajtípusoknak és a talaj biológiai

aktivitásának jellemző mutatója. Ezt a megállapítást, az alábbiakban részletezett okok miatt, bizonyos fenntartásokkal lehet csak elfogadni.

Az időjárás főképpen a talaj hőmérsékletén és nedvességtartalmán keresztül hat az egyes enzimaktivitásokra, elsősorban mint a mikroorganizmusok tevékenységét és szaporodását szabályozó tényező, de számolnunk kell a talaj fizikai—kémiai viszonyait megváltoztató hatásával is, mivel azok közvetve szintén befolyásolhatják az aktivitások szintjét. A fentieknek megfelelően, a legtöbb talajenzim esetében kimutatták az aktivitás évszakos változását és függését a talaj nedvességtartalmától, valamint az enzim előfordulási mélységétől [15, 45]. SCSEBKOVA [70] mezőgazdasági művelés alatt álló, eltérően trágyázott talajok szacharázaktivitásának évszakos változásáról kimutatta, hogy az sokszor összefüggésben volt a vizoldható szervesanyag-tartalom változásaival. A növénytakaró alapvetően négy fő úton hat a talaj enzimaktivitására: a) a gyökérzet által kiválasztott, valamint b) elhalt növényi szövetek autolízise során felszabaduló, a talajban aktivitásukat több-kevesebb ideig megőrző enzimek révén és c) a rizoszférában élő, illetve d) elhalt növényi anyagokat lebontó mikroorganizmusok aktiválásán keresztül, közvetett módon [39, 70, 86].

A talajenzimek aktivitása és a környezeti faktorok, talajsajátságok kapcsolatát vizsgálva csak igen kevés általános, egyértelmű összefüggést találtak [45]. Ez egyáltalán nem meglepő, ha figyelembe vesszük, hogy egy adott enzim aktivitását milyen nagyszámú, egymással és az enzimekkel sokszor kivehetetlenül bonyolult kapcsolatban álló faktor befolyásolja [79, 80]. A különféle környezeti viszonyok, a talajon élő növények, azok fejlődésbeni és élettani állapota, a mikrobapopulációk faji és sejtszám szerinti összetétele, valamint a talajt jellemző fizikai, kémiai, fiziko-kémiai sajátságok együttesen, komplex módon alakítják ki a talajra jellemző és állandóan változó enzimátikus mintázatot („enzymatic pattern“ [71]).

A talajtulajdonságok fizikai és kémiai mutatói, a talaj biokémiai és biológiai aktivitásának jellemzői (mikrobiális biomassza, csíraszám, respirációs aktivitás stb.), valamint a mért enzimaktivitási értékek közötti összefüggések vizsgálatáról igen sok közlemény jelent meg. Az eredmények — a már említett okok miatt — nem mindig egyértelműek, olykor ellentmondóak, mindazonáltal sok figyelemre méltó ismerettel szolgáltak a talajban végbemenő biológiai és biokémiai történésekről.

A vizsgálatok jelentős részénél nem találtak szignifikáns korrelációt a különböző módon meghatározott mikrobaszámok és az enzimaktivitások értékei között [33, 45, 66, 69]. Vannak ennek ellentmondó beszámolók is [1, 60]. Annak ellenére, hogy a talaj enzimeinek túlnyomó része mikrobiális eredetű, az akkumulált enzimek tartósnak aktiv volta a különféle környezeti hatások, az enzimek immobilizációjában szerepet játszó talajsajátságok, a talajban lejátszódó biokémiai és biológiai folyamatok iránya és intenzitása, az illető enzim ezekben játszott szerepe, sőt, magának a vizsgálatnak a körülményei is oly mértékben befolyásolhatják az enzimek sorsát, hogy azok aktivitása legtöbbször nem, vagy csak nehezen hozható összefüggésbe a mikrobiális csíraszám-értékekkel, illetve biomasszával. DKHAR és MISHRA [18] három különböző művelési rendszer talajait összehasonlítva például azt találta, hogy a nagyobb mikrobaszámú talajok általában nagyobb ureáz- és dehidrogenáz-aktivitással rendelkeznek, ugyanakkor a csíraszámok és az enzimaktivitások évszakos változásai nincsenek szinkronban. NANNIPIERI és munkatársai [57] modellkísérleteikben a foszfatázaktivitás és a bakteriális, valamint gombabiomassza alakulása között pedig csak abban az esetben találtak szignifikáns, pozitív korrelációt, ha a talajmintát előzetesen nem dúsították szervesetlen foszfátokkal.

Hasonló a helyzet az egyes enzimaktivitások és a talaj biológiai aktivitása más paramétereinek kapcsolatával (például CO_2 -produkció, O_2 -elnyelés, kazeinhidrolizáló aktivitás stb.) is [45]; előbbieket még leginkább a CO_2 -termelés változásaival hozhatók összefüggésbe a beszámolók tanúsága szerint [22, 57, 73, 78].

Igen gyakran tanulmányozzák a talaj enzimeinek aktivitása és a talajsajátságok különböző mutatói közötti összefüggéseket. Az enzimaktivitások általában a talaj szervesanyag-

tartalmával, főképp annak könnyen lebontható frakciójával, N-tartalmával, pH-jával és agyagtartalmával mutatnak korrelációt. Az előbbi kettő nyilvánvalóan a mikroorganizmusok tevékenységét, míg az utóbbiak főképp az enzimek immobilizációját és működését befolyásolják [18, 22, 33, 66, 73, 74, 78, 84]. HARRISON [30] a talajok foszfatázaktivitásának és különböző fiziko-kémiai sajátságainak összefüggéseit vizsgálva azt találta, hogy az aktivitás a talaj szervesanyag-, nedvesség-, agyag-, N-, kicserélhető P- és Mg-tartalmával, valamint pH-jával korrelál. E kölcsönhatásokat erősen befolyásolja az alapkőzet és a talajt borító vegetáció milyensége, a talaj típusa, az éghajlati viszonyok és a mintavétel mélysége. Mások a dehidrogenáz- és ureázaktivitás értékét befolyásoló tényezők közül a talaj nedvességtartalmát, NPK-tápanyagszintjét és szervesszéntartalmát találták a legfontosabbnak [18].

DICK és TABATABAI [17] a talajban lévő fémionok pirofoszfatáz-aktivitást befolyásoló szerepét vizsgálva gátló (Fe^{2+} , Ca^{2+}), semleges (K^+ , Na^+) és serkentő (pl. Ba^{2+} , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Zn^{2+}) hatást mutatott ki. Megállapították továbbá, hogy a CaCl_2 és a MgCl_2 bizonyos rezisztenciát biztosít az enzim számára a hőinaktivációval szemben. A különböző sók hatását az enzimaktivitásokra mások is tanulmányozták [21].

A talajenzimológia kritikusai gyakran hangoztatják, hogy az egyes enzimaktivitások semmivel sem jobb, érzékenyebb jellemzői a talaj biológiai aktivitásának, mint más paraméterek (pl. csíraszám, CO_2 -termelés), s hogy a talajenzimek aktivitásának vizsgálata csak kevés, illetve sokszor semmi információt sem nyújt a talajban lejátszódó bonyolult biotikus folyamatokról. Ezzel szembeállíthatók azok a vélemények, melyek szerint a talaj-mikroorganizmusok tevékenységének megismeréséhez egy vagy néhány paraméter vizsgálata nem elegendő [57]: minél több, specifikus hatásokra érzékeny aktivitásmutató alakulását vetjük össze, annál részletesebb képet kaphatunk a talaj anyagforgalmi dinamikájáról, s ezek közt fontos helye van az enzimaktivitásoknak. FRANKENBERGER és DICK [22] 11 különféle enzimaktivitást vetettek össze a vizsgált tíz különböző talajminta respirációs aktivitásával, élősejtszámával, fizikai és kémiai sajátságaival, keresve, hogy mely enzimek tükrözik leghűebben a mikrobiális szaporodást és aktivitást. Eredményeik szerint ezek: az amidáz (feltehetően szubsztrát-specifitása és a mikrobapopulációk N-ellátásában játszott szerepe miatt), a kataláz (méregtelenítő enzim), és a lúgos foszfatáz (mennyiségének túlnyomó része mikrobiális eredetű).

A különböző enzimek fontos szerepet játszhatnak a talaj anyagforgalmában. Elég itt a talaj N- és P-gazdálkodásában lényeges ureázra [8] és foszfatázra [75] utalni. KRÁMER [42] igazolta, hogy a talaj foszfatázaktivitása, amennyiben elegendő C- és N-forrás áll rendelkezésre, alkalmas mutató a növények P-ellátottsága szempontjából fontos felvehető foszfáttartalom megítélésére.

A talajrendszer működését modellező laboratóriumi érleléses kísérletek keretében végzett enzimaktivitás-mérések, összekapcsolva a biológiai aktivitás más mutatóinak és a biogén elemek forgalmának vizsgálatával, sokat ígérő kutatási területet jelentenek több, eddig nem tisztázott kérdés megoldására. NANNIPIERI és munkatársai [58], kapcsolódva BURNS [11] már említett hipotéziséhez, egy ilyen vizsgálat alapján egy „homeosztatis” mechanizmus létét feltételezik, mely a környezeti tényezők változásaira érzékenyen reagálva szabályozza a mikrobapopulációk nagyságát és összetételét, s hogy ezen önszabályozó rendszer működésében fontos ökológiai szerepük lehet a talaj enzimeinek is.

A talajművelés és -szennyezés kapcsolata a talaj enzimaktivitásával

A fent említett mezőgazdasági, ipari és környezetvédelmi szempontból kiemelkedő fontosságú tevékenységek hatásának talajenzimológiai vizsgálata központi helyet foglal el a kutatásokban. Ezek alapján elmondható, hogy a mechanikai művelés, a vetésforgó és a rendszeres öntözés általában növeli az aktivitások értékét [18, 35, 39, 71], melynek oka az aerob mineralizációs aktivitás serkentésében keresendő [80]. Ugyancsak sokat tanulmányozott kérdés a szerves- és műtrágyázás talajbiológiai, illetve talajenzimológiai kihatásainak értékelése,

a minél eredményesebb trágyázási módszerek kidolgozása céljából [6, 9, 35, 39, 69, 70, 78, 83, 84]. Széles körben alkalmazzák a talajenzimológiai módszereket a mezőgazdaságban használatos peszticidek talajanyagcserét befolyásoló szerepének tisztázására is [24].

A mezőgazdaságban használt különböző kemikáliákról szólva CERVELLI és munkatársai [14] alapvetően két fő csoportba sorolják azok talajenzim-aktivitásra gyakorolt hatásait:

1. Közvetlen hatások: a talajenzimek gátlása, vagy az enzimek katalizálta lebontás, illetve átalakítás.
2. Közvetett hatások: mindazok, melyek révén a műtrágyák és a peszticidek megváltoztatják a talaj mikroorganizmusainak életműködéseit és populációiknak dinamikáját, s így közvetve az extracelluláris és intracelluláris enzimek arányát a talajban. A hatások skálája széles: a letálistól a fehérje-bioszintézis módosításán, a sejtmembránok struktúrájának és/vagy transzportfolyamatainak befolyásolásán keresztül a szaporodás serkentéséig terjedhet.

A kemikáliák jelentősen átalakíthatják a talajbeli mikrobapopulációk faji összetételét és egyedszámát. CERVELLI és munkatársai néhány ilyen lehetőséget vázolnak fel említett munkájukban:

a) Az illető peszticidre érzékeny populációk pusztulását szerves anyagukat értékesítő populációk szaporodása követi.

b) A peszticid közvetlen hasznosítása a lebontásra képes mikroorganizmusok révén, az érzékeny populációk pusztulása közben.

c) Egy olyan másodlagos mikrobaközösség elszaporodása, mely a peszticidet nem képes közvetlenül leépíteni, de hasznosítani tudja annak bomlástermékeit, illetve a lebontó szervezetek más anyagcseretermékeit.

További lehetőségképpen a peszticidek mutagén ágensekként is hathatnak a talaj mikroorganizmusaira. Az általuk képviselt mutációs nyomás a genetikai változékonyság fokozásán keresztül változásokat okozhat populációs szinten, az evolúció felgyorsulását eredményezve [81]. Bármelyik változás jelentősen átalakíthatja a talaj enzimatikus aktivitását.

A talajenzimológia, mint biodiagnosztikai módszer, használatos a talajba kerülő különböző szennyező anyagok (szennyvizek és iszapjaik, nehézfémek stb.) talajbiológiai hatásainak és talajbeli sorsuknak feltárására is [7, 19, 24, 25, 69, 77]. Ugyancsak jelentős szerepet játszik a talajképződés folyamatának megismerésében, az ezen folyamatok meggyorsítását célzó kutatásokban [6, 65, 78].

Érdemes néhány szóban kitérni a talajenzim-aktivitás és a talaj termékenysége közti kapcsolatra. Az ötvenes években népszerűvé vált nézet szerint az enzimaktivitások hűen tükrözik a talaj termékenységet, mivel meglehetősen pontos indikátorai a talaj mikrobiális aktivitásának [31, 32, 43]. Újabb publikációk is megerősíteni látszanak ezt a véleményt [5, 26, 62]. A kérdéssel foglalkozó más kutatók viszont úgy vélik, hogy a talaj termékenységet, csakúgy mint enzimaktivitási értékeit, sok abiotikus és biotikus faktor bonyolult kölcsönhatása határozza meg, s a talaj tápanyagforgalma a benne élő szervezetek, ma még csak kevésbé ismert, közösségi anyagcseréjének komplex rendszerében valósul meg [79, 80]. A termékenység megítélése következésképpen pusztán az enzimaktivitások mérése alapján nem lehetséges [14, 71]. Körültekintően megtervezett, a konkrét talaj—növény rendszer anyagforgalmi dinamikájának minél sokoldalúbb, több részletre kiterjedő vizsgálatában azonban, az eddig elmondottak alapján, helye van a talajenzimológiának is. Az összefüggések kellő ismeretében eredményeinek helyes értelmezése segítséget nyújthat a termőföld ésszerű kihasználásában, termőképességének megőrzésében, s ahol lehetséges, fokozásában.

Irodalom

- [1] ALIEV, S. A. & GADZHIEV, D. A.: Correlated changes of enzyme activity in soils of vertical zones. *Biol. Nauki*. (5). 121—126. 1973. (Chem. Abstr. 79. 52 298 d.)
- [2] AMBROŽ, Z.: Adsorption of two proteases occurring frequently in soil. *Sb. Vys. Šk. Zeměd. Brně. A2*. 161—167. 1966.
- [3] BARTA GY.: *Enzimiek. Élelmiszeripari Kiadó. Budapest. 1954.*
- [4] BATISTIC, L., SARKAR, J. M. & MAYAUDON, J.: Extraction, purification and properties of soil hydrolases. *Soil Biol. Biochem.* 12. 59—63. 1980.
- [5] BECK, T.: Der Einfluss langjähriger Monokultur auf die Bodenbelebung im Vergleich zur Fruchtfolge. *Landw. Forsch. Sonderheft*. 31. II. 268—276. 1975.
- [6] BENDER, J. & GILEWSKA, M.: The influence of fertilizers on the enzymatic activity of industrial soils. In: *Soil biology and conservation of the biosphere*. (Ed.: SZEGI, J.). 45—53. Akadémiai Kiadó. Budapest. 1984.
- [7] BOND, H. et al.: Some effects of cadmium on coniferous forest soil and litter microcosms. *Soil Sci.* 121. 278—287. 1975.
- [8] BREMNER, J. M. & MULVANEY, R. L.: Urease activity in soils. In: *Soil enzymes*. (Ed.: BURNS, R. G.) 149—197. Academic Press. London. 1978.
- [9] BURANGULOVA, M. N. & HAZIEV, F. H.: A műtrágyázás hatása a talaj foszfatázaktivitására. *Agrokémia és Talajtan*. 14. 100—110. 1965.
- [10] BURNS, R. G.: Enzyme activity in soil: some theoretical and practical considerations. In: *Soil enzymes*. (Ed.: BURNS, R. G.) 295—340. Academic Press. London. 1978.
- [11] BURNS, R. G.: Enzyme activity in soil: location and a possible role in microbial ecology. *Soil Biol. Biochem.* 14. 423—427. 1982.
- [12] BURNS, R. G., EL-SAYED, M. H. & MCLAREN, A. D.: Extraction of a urease-active organo-complex from soil. *Soil Biol. Biochem.* 4. 107—108. 1972.
- [13] BURNS, R. G., PUKITE, A. H. & MCLAREN, A. D.: Concerning the location and persistence of soil urease. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 36. 308—311. 1972.
- [14] CERVELLI, S., NANNIPIERI, P. & SEQUI, P.: Interactions between agrochemicals and soil enzymes. In: *Soil enzymes*. (Ed.: BURNS, R. G.) 251—293. Academic Press. London. 1978.
- [15] CHENDRAYAN, K., ADHYA, T. K. & SETHUNATHAN, N.: Dehydrogenase and invertase activities of flooded soils. *Soil Biol. Biochem.* 12. 271—273. 1980.
- [16] CLAUS, D. & MECHSNER, K.: The usefulness of E. Hofmann's methods for the determination of enzymes in soil. *Plant and Soil*. 12. 195—198. 1960.
- [17] DICK, W. A. & TABATABAI, M. A.: Activation of soil pyrophosphatase by metal ions. *Soil Biol. Biochem.* 15. 359—363. 1983.
- [18] DKHAR, M. S. & MISHRA, R. R.: Dehydrogenase and urease activities of maize (*Zea mays* L.) field soils. *Plant and Soil*. 70. 327—333. 1983.
- [19] DOELMAN, P. & HAANSTRA, L.: Effect of lead on soil respiration and dehydrogenase activity. *Soil Biol. Biochem.* 11. 475—479. 1979.
- [20] FOSTER, R. C. & ROVIRA, A. D.: Ultrastructure of wheat rhizosphere. *New Phytol.* 76. 343—352. 1976.
- [21] FRANKENBERGER, W. T. & BINGHAM, F. T.: Influence of salinity on soil enzyme activities. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46. 1173—1177. 1982.
- [22] FRANKENBERGER, W. T. & DICK, W. A.: Relationships between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47. 945—951. 1983.
- [23] FRANKENBERGER, W. T. & JOHANSON, J. B.: Effect of pH on enzyme stability in soils. *Soil Biol. Biochem.* 14. 433—437. 1982.
- [24] FRANKENBERGER, W. T. & TABATABAI, M. A.: Amidase activity in soils. IV. Effects of trace elements and pesticides. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45. 1120—1124. 1981.
- [25] FRANKENBERGER, W. T., JOHANSON, J. B. & NELSON, C. O.: Urease activity in sewage sludge-amended soils. *Soil Biol. Biochem.* 15. 543—549. 1983.
- [26] GALSZTJAN, A. S.: K ocenke sztepeni plodnorodija pocsvü fermentativnûmi reakcijami. In: *Sbornik mikroorganizmü v szel'szkom hozjajsztve*. Izd. MGU. 327—336. 1963.
- [27] GALSZTJAN, A. S.: Predelnie aktivnoszti fermentov pocsv. Minisztersztvo szelszskogo hozjajsztva Armjanszkój SZSZR, Naucsno isszledovatel'szkij insztitut pocsvovedenija i agrohímii, Jerevan. 1978.

- [28] GALSZTJAN, A. S.: Ob usztojcsivoszti fermentov pocsv. Pocsvovedenie. (4). 108—110. 1982.
- [29] HAMZEHI, E. & PFLUG, W.: Soil enzymes and clay minerals. I. Sorption and binding mechanism of polysaccharide cleaving soil enzymes by clay minerals. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. **144**. 505—513. 1981.
- [30] HARRISON, A. F.: Relationship between intensity of phosphatase activity and physico-chemical properties in woodland soils. Soil Biol. Biochem. **15**. 93—99. 1983.
- [31] HOFMANN, E. & SEEGERER, A.: Soil enzyme as measure of biological activity. Biochem. Z. **321**. 97. 1950.
- [32] HOFMANN, E. & SEEGERER, A.: Soil enzymes as factors of fertility. Naturwiss. **38**. 141—142. 1951.
- [33] HOFMANN, J. & PRITSCHER, A.: Korrelationen von Enzymaktivitäten im Boden. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. **145**. 36—41. 1982.
- [34] KAPPEN, H.: Die katalysche Kraft des Ackerbodens. Fuhlings. Landw. Ztg. **63**. 377—392. 1913.
- [35] KHAN, S. U.: Enzymatic activity in a gray wooded soil as influenced by cropping systems and fertilizers. Soil Biol. Biochem. **2**. 137—139. 1970.
- [36] KISS I.: A gilisztáurülék és hangyabolyföld invertázaktivitása. Agrokémia és Talajtan. **6**. 65—68. 1957.
- [37] KISS, S. & BOARU, M.: Some methodological problems of soil enzymology. In: Symp. on Methods in Soil Biology. Bucharest, 1965. 115—127. Rumanian National Soc. of Soil Sci. Bucharest. 1965.
- [38] KISS, S., DRĂGAN—BULARDA, M. & RĂDULESCU, D.: Biological significance of enzyme accumulated in soil. Contrib. Bot. Babes—Bolyai Univ. Cluj. 377—397. 1971.
- [39] KISS, S., DRĂGAN—BULARDA, M. & RĂDULESCU, D.: Soil polysaccharidases: activity and agricultural importance. In: Soil enzymes. (Ed.: BURNS, R. G.) 117—147. Academic Press. London. 1978.
- [40] KNUDSON, L.: The secretion of invertase by plant roots. Am. J. Bot. **7**. 371—379. 1920.
- [41] KÖNIG, J., HASENBAUMER, I. & COPPENRATH, E.: Einigen neue Eigenschaften des Ackerbodens. Landw. Versuchsstat. **63**. 471—478. 1906.
- [42] KRÁMER M.: A talaj foszfátázaktivitásának tanulmányozása, különös tekintettel a foszfátok hatására. Kandidátusi értekezés. Budapest. 1959.
- [43] KUPREVICH, V. F.: Problems of soil enzymology. Vestn. Akad. Nauk. SSSR. (4) 52—57. 1958.
- [44] LADD, J. N.: Properties of proteolytic enzymes extracted from soil. Soil Biol. Biochem. **4**. 227—237. 1972.
- [45] LADD, J. N.: Origin and range of enzymes in soil. In: Soil enzymes. (Ed.: BURNS, R. G.) 51—96. Academic Press. London. 1978.
- [46] LADD, J. N. & BUTLER, J. H. A.: Inhibitory effect of soil humic compounds on the proteolytic enzyme, pronase. Aust. J. Soil Res. **7**. 241—251. 1969.
- [47] LADD, J. N. & BUTLER, J. H. A.: Inhibition and stimulation of proteolytic enzyme activities by soil humic acids. Aust. J. Soil Res. **7**. 253—261. 1969.
- [48] MAIGNAN, C.: Activité des complexes acides-humiques-invertase: influence du mode de preparation. Soil Biol. Biochem. **14**. 439—445. 1982.
- [49] MAIGNAN, C.: Activité des complexes acides-humiques-invertase: influence des cations flocculants. Soil Biol. Biochem. **15**. 651—659. 1983.
- [50] MARTIN, J. P. & HAIDER, K.: Microbial activity in relation to soil humus formation. Soil Sci. **111**. 54—63. 1971.
- [51] MAYAUDON, J.: Stabilization biologique des proteines ^{14}C dans le sol. In: Isotopes and radiation in soil organic matter studies. 177—188. Internat. Atomic Energy Agency. Vienna. 1968.
- [52] MAYAUDON, J., BATISTIC, L. & SARKAR, J. M.: Properties of proteolytically active extracts from fresh soils. Soil Biol. Biochem. **7**. 281—286. 1975.
- [53] McLAREN, A. D.: Radiation as a technique in soil biology and biochemistry. Soil Biol. Biochem. **1**. 63—73. 1969.
- [54] McLAREN, A. D. & SKUJINS, J. J.: The physical environment of microorganisms in soils. In: The ecology of soil bacteria. (Eds.: GRAY, T. R. G. & PARKINSON, D.) 3—24. Univ. Press. Liverpool. 1967.
- [55] McLAREN, A. D., PUKITE, A. H. & BARSHAD, I.: Isolation of humus with enzymatic activity from soil. Soil Sci. **119**. 178—180. 1975.
- [56] McLAREN, A. D., RESHETKO, L. & HUBER, W.: Sterilization of soil by irradiation with an electron beam, and some observations on soil enzyme activity. Soil Sci. **83**. 497—502. 1957.
- [57] NANNIPIERI, P., JOHNSON, R. L. & PAUL, E. A.: Criteria for measurement of microbial growth and activity in soil. Soil Biol. Biochem. **10**. 223—229. 1978.
- [58] NANNIPIERI, P., MUCCINI, L. & CIARDI, C.: Microbial biomass and enzyme activities: production and persistence. Soil Biol. Biochem. **15**. 679—685. 1983.

- [59] NOWAK, W.: Comparative studies on the bacterial population and saccharase activity of the soil. *Plant and Soil*. **20**. 302—318. 1964.
- [60] PANIKOV, N. S. & ASEVA, I. V.: Relation of the nuclease activity of soils to the action of physicochemical factors and the development of soil microorganisms. *Din. Mikrobiol. Protessov. Poche Obuslovivayushchie Ee Faktory, Mater. Simp.* **2**. 122—124. 1974. (Chem. Abstr. **83**. 162671k).
- [61] PFLUG, W.: Soil enzymes and clay minerals. II. Effect of clay minerals on the activity of polysaccharide cleaving soil enzymes. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* **145**. 493—502. 1982.
- [62] PRONIN, V. A., VORONKOVA, F. V. & YAKOVLEV, A. A.: Interactions between plants in mixed stands in connection with peculiarities of microbiological and biochemical processes in soil. In: *Fiziologo-biokhimicheskie Osnovy Vzaimodeistviya rastenü v fitotsenozakh*. (Ed.: GRODZINSKII, A. M.) 116—121. Izd. Naukova Dumka. Kiev. 1972.
- [63] ROBERGE, M. R.: Methodology of soil enzyme measurement and extraction. In: *Soil Enzymes*. (Ed.: BURNS, R. G.) 341—370. Academic Press. London. 1978.
- [64] ROSS, D. J. & CAIRNS, A.: Effects of earthworms and ryegrass on respiratory and enzyme activities of soil. *Soil Biol. Biochem.* **14**. 583—587. 1982.
- [65] ROSS, D. J. et al.: Restoration of pasture after topsoil removal: effects on soil carbon and nitrogen mineralization, microbial biomass and enzyme activities. *Soil Biol. Biochem.* **14**. 575—581. 1982.
- [66] RUSSEL, S. & KOBUS, J.: Különböző talajok dehidrogenáz-aktivitása. *Agrártud. Közl.* **33**. 161—168. 1974.
- [67] SATCHELL, J. E. & MARTIN, K.: Phosphatase activity in earthworm faeces. *Soil Biol. Biochem.* **16**. 191—194. 1984.
- [68] SATCHELL, J. E., MARTIN, K. & KRISHNAMOORTHY, R. V.: Stimulation of microbial phosphatase production by earthworm activity. *Soil Biol. Biochem.* **16**. 195. 1984.
- [69] SCHINNER, F. A., NIEDERBACHER, R. & NEUWINGER, I.: Influence of compound fertilizer and cupric sulfate on soil enzymes and CO₂-evolution. *Plant and Soil*. **57**. 85—93. 1980.
- [70] SCSEBAKOVA, T. A.: Fermentativnaja aktivnoszt' pocsv i transzformacija organicseszko vesesztva. *Nauka i Technika*. Minszk. 1983.
- [71] SKUJINS, J. J.: History of abiotic soil enzyme research. In: *Soil enzymes*. (Ed.: BURNS, R. G.) 1—49. Academic Press, London. 1978.
- [72] SØRENSEN, L. H.: Fixation of enzyme protein in soil by the clay mineral montmorillonite. *Experientia*. **25**. 20—21. 1969.
- [73] SPALDING, B. P.: Enzymatic activities related to the decomposition of coniferous leaf litter. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **41**. 622—627. 1977.
- [74] SPALDING, B. P. & DUXBURY, J. M.: Enzymatic activities and extractable organic matter in soils invaded by *Lycopodium tristachyum* fairy rings. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **41**. 1109—1113. 1977.
- [75] SPEIR, T. W. & ROSS, D. J.: Soil phosphatase and sulphatase. In: *Soil enzymes*. (Ed.: BURNS, R. G.) 198—250. 1978.
- [76] SPEIR, T. W. & ROSS, D. J.: A comparison of the effects of air-drying and acetone dehydration on soil enzyme activities. *Soil Biol. Biochem.* **13**. 225—229. 1981.
- [77] STADELMANN, X. & FURRER, O. I.: Influence of sewage sludge application on organic matter content, microorganisms and microbial activities of a sandy loam soil. In: *The influence of sewage sludge application on physical and biological properties of soils*. (Eds.: CATROUX, G., L'HERMITE, P. & SUESS, E.) D. Reidel P. Co., Dordrecht, 141—167. 1981.
- [78] STROO, H. F. & JENCKS, E. M.: Enzyme activity and respiration in minesoils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **46**. 548—553. 1982.
- [79] SZABÓ I. M.: A talajenzimológia eredményeinek kritikai összefoglalása. *Agrokémia és Talajtan*. **4**. 183—190. 1955.
- [80] SZABÓ I. M.: A talajok anyagforgalmi dinamikája. Tankönyvkiadó. Budapest. 1984.
- [81] SZENDE K.: A környezeti mutagének genetikai hatásának vizsgálata a talajbiológia szempontjából. *Agrártud. Közl.* **33**. 553—561. 1974.
- [82] SZOLNOKI J.: Az istállótrágya enzimes szaharózbontásának vizsgálata. I. A pH és a hőmérséklet hatása az enzimaktivitásra. *Agrokémia és Talajtan*. **4**. 461—469. 1956.
- [83] TÓTH B.: A kukoricaszár mikrobiológiai lebontása különböző műtrágyázási körülmények között. Kandidátusi értekezés. Keszthely. 1978.

- [84] VERSTRAETE, W. & VOETS, J. P.: Soil microbial and biochemical characteristics in relation to soil management and fertility. *Soil Biol. Biochem.* **9**, 253—258, 1977.
- [85] VOETS, J. P. & DEDEKEN, M.: Influence of high-frequency and gamma radiation on the microflora and enzymes of soil. *Meded. Landbouoges. Opzoekingstat. Staat Gent.* **30**, 2037—2049, 1965.
- [86] VOETS, J. P. & DEDEKEN, M.: Soil enzymes. *Meded. Rijkfac. Landb-Wetenschap.* **31**, 177—190, 1966.
- [87] WOODS, A. F.: The destruction of chlorophyll by oxidizing enzymes. *Ztbl. Bakt. Parasitenkd. II.* **5**, 745—754, 1899.

ANTON ATTILA
MTA Talajtani és Agrokémiai
Kutató Intézete, Budapest

Érkezett: 1985. február 26.